第 17 卷 第 1 期
1979 年 1 月

古脊椎动物与古人类
VERTEBRATA PALASIATICA

Vol. XVII, No. 1
Jan., 1979

云南禄丰发现的腊玛古猿和西瓦古猿的下颌骨

徐庆华　　陆庆五
(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

提　　要

本文记述在云南禄丰早上新世褐煤层中发现的两个古猿下颌骨化石：即禄丰腊玛古猿(*Ramapithecus lufengensis*)和云南西瓦古猿新种(*Sivapithecus yunnanensis* sp. nov.)。鉴于它们在形态上各自显示出接近于人属的早期类型和化石猩猩的性质，作者认为它们可能分别代表人类和猩猩的直系祖先，而我国西南也可能是人类起源的重要地区之一。文中还对腊玛古猿和西瓦古猿的由来及其发展趋势提出了一些初步的看法。

1975 年 5 月，禄丰县文化馆的王正举同志根据当地群众的反映在石灰坝煤窑调查时，发现了一颗第三纪古猿的下臼齿以及一些哺乳动物化石。这一新线索引起了有关部门的注意。同年冬天，由中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和云南省博物馆联合组成的野外考察队，前往现场进行调查和发掘；接着又于 1976 年春、冬，连续进行较大规模的发掘，共获得了两个比较完整的古猿下颌骨和一百多颗牙齿以及大量共生动物化石。这两个古猿下颌骨在形态上分别表现出从猿到人的过渡性质和接近化石猩猩的特点，所以它们对阐明人类起源的理论和探讨猩猩的由来具有重要的科学意义。

这个新的古猿化石地点——禄丰石灰坝煤窑（古脊椎动物与古人类研究所野外地点编号：75033）位于禄丰县城北 9 公里的庙山坡（102°4′E, 25°3′N)。含化石褐煤地层的时代为早上新世晚期或中上新世早期。

禄丰腊玛古猿

禄丰腊玛古猿（*Ramapithecus lufengensis* Xu, Lu, Pan, Chi, Zhang, & Zheng）

（图版 II，图 1）

这一类型的正型标本是一个比较完整的下颌骨（PA. 580)。在《科学通报》1978 年第 9 期上已发表过它的研究简报，本文将作进一步的描述、比较和讨论。

标本描述　PA. 580 下颌骨的最重要特征是齿弓呈规则的拱形。虽然在石化过程中，由于受地层挤压和错动，下颌骨前部在右外侧门齿和犬齿之间斜下通过联合部发生断裂和错位，右侧齿列轻度外翻，犬齿和门齿被压得向前倒伏和向两侧散开。但是根据犬齿

和门齿的舌侧齿槽缘的位置，及门齿、犬齿和 P_3 存在相应的邻接面，可以确认这些牙齿本来应是紧密排列的。因此，在复原的齿弓中，门齿和犬齿的位置显然要比标本向后缩短和向中靠拢一些，而且比较垂直地置于齿槽（图 1）。

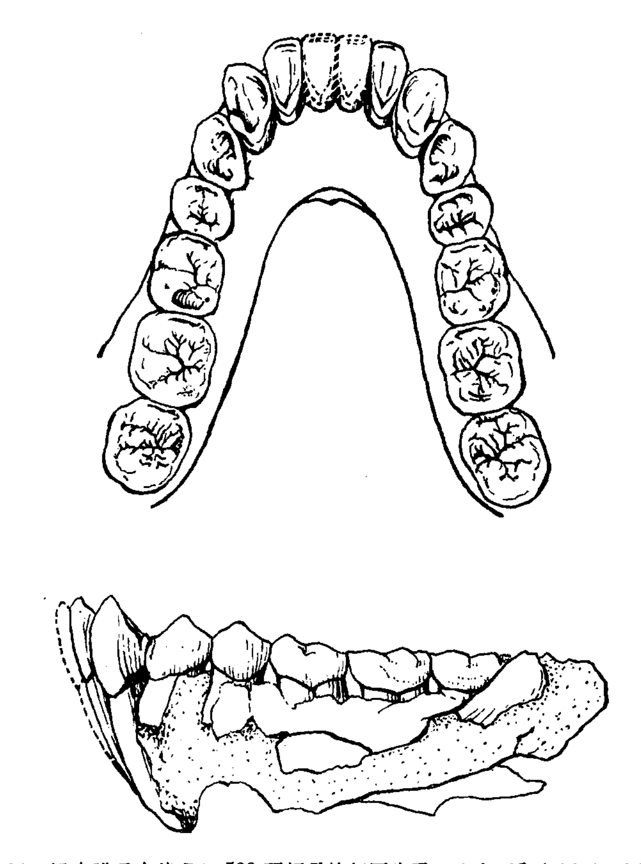


图1 禄丰腊玛古猿 PA. 580 下颌骨的复原齿弓：咬合面和左侧面，原大。

下中门齿（I_1）已在石化前缺失，它们的大小与 I_2 相等。

下外侧门齿（I_2）在齿冠尺寸上比禄丰西瓦古猿的要低小得多，但不象其他腊玛古猿种那样窄小，而与人属（*Homo*）的早期类型相当。齿冠的唇舌径比近中远中径大得多；切缘的近中段水平，远中段下斜，因而切缘与近中面相交成直角，与远中面相交成钝角；舌面的近中侧和远中侧都有弱的缘嵴，两者汇合于齿冠的基部，呈V字形，但没有形成舌结节那样的突起。

下犬齿也是比较低小的，齿尖少许超出齿列平面；齿冠的唇舌径比近中远中径大得多；齿冠的唇面和舌面在前外角相交成前缘嵴；显著的主嵴构成舌面的后缘嵴，它与唇面的后缘嵴之间隔有一条深沟；舌面基部有稍微隆起的波形齿带，并绕行到唇侧后缘嵴基部，形成一个三角形的小附尖；在这个小附尖上有一个很小的邻接面，与此相应，在 P_3 齿冠基部的近中端内侧面上，也有一个同样大小的邻接面，表明下犬齿和 P_3 原来是紧靠在一起的。

下第三前臼齿 (P_3) 具有典型的从猿到人的过渡性质。它已明确地分化为双尖型。这种双尖型表现出颊侧的下原尖较大而稍高，舌侧的下后尖(或称舌尖)较小而低，两尖之间隔有一条明显的垂直沟。而在森林古猿和西瓦古猿中，通常能够看到的是一条介于颊面后缘嵴和舌侧主嵴之间由底沟上伸到下原尖顶部的很深的斜沟。这种斜沟甚至在威克腊玛古猿 (*Ramapithecus wickeri*) 标本上也还留有痕迹。与齿尖的分化趋势相适应，一个横宽的跟座凹已初步形成，齿冠的远中面变平，颊面的长度缩短，近中舌面斜行而稍凸，这些变化导致齿冠轮廓变成三角形。齿冠的近中舌面基部有明显的凸弧形齿带，其前端转折为颊面前齿带，后端向下后尖顶部上延而隐没，因此不与后缘相连续。

下第四前臼齿 (P_4) 的齿冠轮廓呈菱形；下原尖和下后尖的大小约等，两尖之间隔有一条纵沟；由两尖尖顶相对地发出一条横嵴对合于纵沟；前凹横细，后凹(即跟座凹)宽大；两尖的向后斜面上各有一条斜沟下行至后凹底部与横沟相接；粗钝的后缘被几条细沟刻成钝锯齿状，使之分裂为三个很小的尖，这种臼齿化的倾向在新第三纪的化石猿类中是极少见的。

下臼齿以齿冠较短宽、齿冠和齿尖都较低，两侧齿尖间距较宽、跟座凹较宽大为共同特征。这些特征显示出与腊玛古猿相似，而与森林古猿和西瓦古猿相区别。下臼齿都有五个主尖；下后尖 (Metaconid)，下内尖 (Entoconid)，下原尖 (Protoconid)，下次尖 (Hypoconid) 和下次小尖 (Hypoconulid)。它们排列成典型的森林古猿型 (Dryopithecus pattern)，即 Y-5 型。

下第一臼齿 (M_1) 较小，下内尖稍稍向后内突出，颊面在下原尖和下次尖之间尚保留很弱的齿带痕迹，左 M_1 的下次小尖被一个较大的龋洞损坏。

下第二臼齿 (M_2) 比 M_1 宽大一些，但远不如在森林古猿和西瓦古猿中相差的那么悬殊。颊面齿带已消失，后凹比较明显。

下第三臼齿 (M_3) 是最富有特色的。它除五个主尖外，还有两个附尖：下后附尖和第六齿尖。前者位于下后尖的后内侧部，由一或二条斜沟把它与下后尖隔开，另有一条横沟与下内尖相隔；后者位于下内尖和下次小尖之间，占居了后凹的位置。M_3 咬合面的皱纹有些复杂；齿冠的后半部向后逐渐缩窄，后端稍凸；没有颊面齿带。

比较与讨论　从上述形态特征来看，禄丰 PA. 580 下颌骨在牙齿的大小和形态上显然与森林古猿 (*Dryopithecus*) 和西瓦古猿 (*Sivapithecus*) 不同，而与腊玛古猿相似。

腊玛古猿 (*Ramapithecus*) 这个属名最初是由刘易斯 (Lewis, G. E. 1934) 提出来的，他将从巴基斯坦和印度接壤的西瓦立克山区发现的一块右上颌骨 (Y. P. M. 13799) 命名为短吻腊玛古猿 (*Ramapithecus brevirostris*)。后来，西蒙斯和皮尔比姆 (Simons, E. L. & Pilbeam, D. R. 1965) 修订了种名，扩大了这个属的成员，把形态上相似于腊玛古猿的其他一些标本归属为单一的旁遮普腊玛古猿 (*Ramapithecus punjabicus*)。到了七十年代，被认为腊玛古猿的化石不断增多，至今，这类化石在非洲的肯尼亚；亚洲的印度、巴基斯坦、土耳其和我国；欧洲的匈牙利和希腊都有发现。

在这些发现物中，有些标本最初被订为新属，后来又被归入腊玛古猿属。可是必须看到，它们在形态上确实存在一些重要的差别，而且分布地区广阔，持续时代很长，从中新世中期到上新世中期。因而学者们各述已见，确立新种，目前在种一级的分类上尚无统一的

认识。所以,我们在这里作广泛的比较,提出禄丰腊玛古猿的分类地位及其系统关系。

肯尼亚的材料是在特南堡(Fort Ternan)的晚中新世地层里发现的,绝对年代为1,400万年,最初的上颌骨标本由利基(Leakey, L. S. B. 1962)订名为威克肯尼亚古猿(*Kenyapithecus wickeri*)。1971年,安德鲁斯(Andrews, P.)在研究同地点的一块左下颌骨KNM-FT45时指出,它可以与上述的上颌骨KNM-FT46互相咬合,因此把它们看作为同一个种,并修改学名为威克腊玛古猿(*Ramapithecus wickeri*)。

KNM-FT 45左下颌骨的形态特征在进化上是很有意义的。根据沃克和安德鲁斯(Walker, A. & Andrews, P. 1973)复原的齿弓,两侧齿列是直的,在后部轻度张开,因此齿弓很象在猿类中的情形,而与禄丰PA. 580下颌骨的拱形齿弓很不相同。肯尼亚下颌骨的门齿很小;P_3乍看起来是单尖的,但实际上已出现初期发育的第二尖(下后尖),显示出向人方向发展的趋势;P_3的齿冠低,轮廓接近扇形,舌侧齿带与后缘连续,这些特征表明它保留着较多的原康修尔猿(*Proconsul*)的性质。P_4的跟座伸长,并向后内角突出。在禄丰PA. 580下颌骨中,门齿大小适中;P_3是明确的双尖型,轮廓呈三角形,舌侧齿带与后缘不连续;P_4的跟座较短,后内角不突出。这些特征也表现出比肯尼亚下颌骨要进步得多。

从土耳其昌迪尔(Candir)的晚中新世地层中发现的一个下颌骨,最初被特卡亚(Tekkaya, I. 1974)订为阿尔潘西瓦古猿(*Sivapithecus alpani*),后来他同安德鲁斯(1976)合作的一篇报告中归属为威克腊玛古猿。这个下颌骨保存很好,带有左P_3—M_3和右P_4—M_3。它的齿弓相似于KNM-FT 45下颌骨的复原齿弓,P_3向外突出,齿列P_3—M_3是直的,在后部轻度张开,齿弓角很小。与之相对,禄丰PA. 580下颌骨的齿弓呈规则的拱形,齿列从M_3到I_2是逐渐向中弯曲的,P_3不向外突出,因此齿弓前部是象人类那样圆形的,齿弓角较大。根据昌迪尔下颌骨门齿和犬齿的齿槽,这些牙齿看来是小的。P_3是一个伸长的低冠齿,带有一个主尖(下原尖,或称颊尖)和小的第二尖(下后尖),但不如禄丰PA. 580下颌骨P_3的双尖型那么明显。P_4的后内角也很突出,而禄丰的不大突出。臼齿的大小和形态与PA. 580下颌骨相类似,齿尖低平,侧面陡,M_3也有二个附尖。但是它们都有颊侧齿带的痕迹,特别是在M_3上更为明显,这种颊侧齿带在原康修尔猿中是更加发达的,而在禄丰PA. 580下颌骨的M_3上已不存在。

从土耳其帕萨拉(Pasalar)中中新世地层里发现的牙齿化石,被安德鲁斯(1977)归属为两个类型:威克腊玛古猿和达尔文西瓦古猿(*Sivapithecus darwini*)。就前一类型来说,它的牙齿大小和形态都与昌迪尔下颌骨相类似,而比禄丰的要原始一些。

从上述比较来看,威克腊玛古猿在一些有进化意义的特征上显然不同于禄丰腊玛古猿。前者比较原始,保留着较多的原康修尔猿的特点;后者比较进步,显示出更接近人属(*Homo*)的性质。

印度发现的腊玛古猿类型下颌骨,最初都被订为其它属名。例如,西瓦立克庆吉层(相当于晚中新世)发现的两块下颌骨(G. S. I. D. 118/119)被皮尔格里姆(Pilgrim, G. E. 1910)命名为旁遮普森林古猿(*Dryopithecus punjabicus*);另一块也从庆吉层发现的下颌骨(Y. P. M. 13814)被刘易斯(Lewis, G. E. 1934)定名为索普布腊玛古猿(*Bramapithecus thorpei*)。后来,西蒙斯和皮尔比姆把它们都归属为旁遮普腊玛古猿。这三块

下颌骨都以下臼齿尺寸小，齿冠低，M_3具有下后附尖和第六齿尖等特征与禄丰 PA. 580 下颌骨相类似。但是印度标本的臼齿，尺寸稍小，齿冠轮廓较狭长，具有明显的颊侧齿带和由它们围成的小坑，可以认为它们比禄丰标本要原始一些。值得注意的是，D.118 下颌骨的 M_3 在五个主尖的排列，两个附尖的形式，颊侧齿带的结构和齿冠轮廓方面都非常相似于非洲原康修尔猿（*Proconsul africanas*）的左 M_3（Le Gros Clark, W. E. & Leakey, L. S. B. 1951, Pl. III, fig. 12），只是后者尺寸更小，齿带更发达，并形成钝锯齿状。这里也反映出腊玛古猿与原康修尔猿在系统发育上的密切关系。

1956 年，从我国云南省开远小龙潭煤矿晚中新世褐煤层中发现的五颗下牙（PA. 75:1—5）原订名为开远森林古猿（*Dryopithecus keiyuanensis*），后归属为腊玛古猿。小龙潭的标本与禄丰 PA. 580 下颌骨的牙齿相比，齿冠稍低，尺寸略小，P_4 的跟座很伸长，因而显得较原始，而与肯尼亚的却很相近。开远的 M_2 和 M_3 在形态上却与印度的标本 D. 118/119 相类似。可见，在中新世中、晚期，非洲和亚洲的腊玛古猿在形态上是比较接近的。

近几年来，在巴基斯坦波特瓦尔高原的上新世早、中期地层中也发现腊玛古猿和西瓦古猿的化石。皮尔比姆，迈耶和巴杰利等（Pilbeam, D., Meyer, G.E. & Badgley, C., etc. 1977）把腊玛古猿的标本指定为旁遮普种（*Ramapithecus punjabicus*），这一类型有两块重要的标本：一个比较完整的下颌骨，带有左 M_1—M_3 和右 M_3，以及其余牙齿的齿根或齿槽（GSP. 4622/4857）；另一块是左下颌骨，带有 P_4—M_3（GSP. 6153）。这两下颌骨在臼齿的尺寸和形态上都很相似于禄丰P A. 580 下颌骨，齿冠釉质较厚，都有咬面齲洞。但是巴基斯坦的标本在一些重要特征上明显地表现出与禄丰 PA. 580 下颌骨不同:

第一，GSP. 4622/4857 下颌骨的齿弓角特别大，这样大的角度在人属的早期类型中从未见过，而在南方古猿（*Australopithecus*）中可以见到。相对来说，禄丰 PA. 580 下颌骨的齿弓角较小一些，可与早期人类的相比较。

第二，巴基斯坦下颌骨的齿弓呈不规则的拱形，P_3 向外突出，P_4 和 M_1 向内凹入，使此处的齿列表现为凹弧形。这种情形在人属中也是看不到的。而 PA. 580 下颌骨的齿弓呈规则的拱形，这是很接近早期人类的。

第三，巴基斯坦 GSP. 4622/4857 下颌骨的门齿部位很狭窄，表明它的四个门齿很小，因而臼齿相对较大，这种情形也可与南方古猿相比较。在禄丰 PA. 580 下颌骨中，门齿大小适中，整个齿列的牙齿比例很接近早期人类。

另外，在巴基斯坦的材料中，GSP. 7619 下颌骨的 P_3 有小而明显的下后尖，这就是说，它也象禄丰 PA. 580 标本那样已分化为双尖型。但是它的近中舌侧面基部的齿带呈凹弧形，并与后缘相连续，没有颊面前齿带，这些特征却不同于禄丰标本，而相似于肯尼亚标本。

从匈牙利鲁道巴尼奥（Rudabánya）的下上新世地层中发现的腊玛古猿材料，1975 年，由克雷佐依（Kretzoi, M.）作了简单的描述和比较，并订名为匈牙利鲁道古猿（*Rudapithecus hungricus*）但大多数学者都把它归属为腊玛古猿。在这些材料中，有两块下颌骨，Rud-1 和 Rud-17，从它们的前臼齿和臼齿排列成直线的情形来看，齿弓不可能象禄丰标本那样呈拱形的。在牙齿特征方面，Rud-1 下颌骨 P_4 的宽度大于 M_1，M_3 特别长；Rud-17

下颌骨的犬齿较高而尖锐，P_3似乎是单尖的，齿冠轮廓近扇形，尺寸比P_4大得多，表现为猿类的性质，而与禄丰标本明显不同。

希腊的一个下颌骨标本早在第二次世界大战时就被发现，但是一直到1972年才被孔尼华（von Koenigswald, G. H. R.）正式描述，并命名为弗赖贝格希腊古猿（*Graecopithecus freyburgi*）这个标本是从中新世地层中发现出来的。很可惜，它的牙齿几乎全毁。不久前，西蒙斯（1977）在论述腊玛古猿的一篇文章中指出，这个下颌骨与特南堡和昌迪尔的腊玛古猿下颌骨相比较，具有密切的相似点。

从上述一系列比较来看，我们可以得出几点结论：

1. 就目前已知材料而论，禄丰腊玛古猿在形态上比同属的其他种更接近于人属的早期类型，因此，它很可能是人类的直系祖先，是从猿到人的一个过渡类型。

2. 从下颌骨材料来看，中中新世和晚中新世的腊玛古猿标本普遍地具有接近原康修尔猿的一些原始性质，这表明它们之间存在着密切的系统发育关系；而在早、中上新世的标本中，如巴基斯坦、匈牙利和我国的禄丰标本，则显示出形态上分化的趋势，这种现象大概与从中新世到上新世世界范围的造山运动所引起的气候和地理环境的变化有重大关系。因此，我们对于腊玛古猿的由来及其发展，提出这样的初步认识：腊玛古猿可能是由早中新世生活在非洲的原康修尔猿分化而来的，它们最初大约在中中新世分布在非洲及其附近地区，后来扩展到欧、亚南部；随着气候环境的不断变化，和与之相适应的生活方式和食性的改变，到了上新世早、中期，各地区的腊玛古猿进一步分化，并可能导致向不同方向发展。

3. 见于我国曾经发现过晚中新世开远的腊玛古猿，更新世早期湖北建始的南方古猿牙齿和云南元谋的直立人牙齿，以及蓝田、北京等地的直立人化石，因此，禄丰腊玛古猿化石的发现，不仅填补了我国在从猿到人转变过程中上新世早期过渡类型的环节，证明我国西南地区是重要的人类起源地之一，并且揭示了在这一地区很有可能找到上新世中、晚期至更新世初期人科成员的化石。

禄丰西瓦古猿

猿科（Family Pongidae）

西瓦古猿属（Genus *Sivapithecus*）

云南西瓦古猿，新种（*Sivapithecus yunnanensis* sp. nov.）

（图版 III）

正型标本 一个比较完整的下颌骨，带有全部门齿、犬齿和前臼齿，以及左M_1和M_2，另外还保存属于此标本的游离的右M_1和M_2（编号：PA. 548）。

种的特征 下颌联合部很深，下颌体由前向后逐渐变浅；联合部下面有明显的二腹肌棘突（Spina digastrica），其两侧为宽而平展的二腹肌窝（Fossa digastrica）；具有后凸而厚实的猿板（Simian shelf）；门齿齿冠特高；犬齿高而尖锐，呈角锥形；臼齿在下后尖尖顶稍后的舌缘上有一很深的缺刻；颊齿的咬合面皱纹复杂。

标本描述 PA. 548 下颌骨粗壮厚实，是一个年轻的雄性个体。下颌联合部很深，外

侧面中央轻度隆起，向下逐渐缩窄，归于联合部下缘很明显的二腹肌棘突。此棘突的两侧有宽而平展的二腹肌窝，致使下颌下缘在犬齿到 P_4 部位成一平面。二腹肌棘突向后延伸成小嵴，沿猿板上升到颏舌肌窝而消失。下颌联合的内侧面窄而平直，向下移行至小而浅的颏舌肌窝，然后转折为后凸而厚实的猿板，或称下横圆枕（Torus transversus inferior）。

下颌体由前向后逐渐变浅。外侧隆起始于下颌支前缘基部，并在此分为上、下两枝，上枝向前延伸达 P_4 的齿槽轭，但由于行经部位骨面破碎，因此隆起不太显著；下枝沿下颌体下缘向前伸展，绕过颏孔，与犬齿齿槽轭相续。下颌体外侧面，左、右各有一个颏孔，右侧的颏孔保存极好，位于 P_3 和 P_4 间的下 1/3 处，颏孔开口朝向前上方。

这个下颌骨由于受地层挤压，造成联合部和右侧下颌体向前下移位；左侧下颌体内面，沿下缘的骨面受压裂，致使下颌体下半部的骨松质压实，但下缘保持原样。左下颌支大部分缺损，仅保存前缘的基部。右侧下颌体在 P_4 以后部分缺损。

虽然下颌联合部和右侧下颌体发生位移，但左侧齿列从犬齿到 M_2 都保持原位，因此可以作为分析齿弓形状的依据。从左侧颊齿排列呈直线，P_3 和犬齿的位置只稍微向中移动，下颌的犬齿轭部位转折比较明显的情形来看，齿弓近似U字形，带有小的齿弓角。

门齿齿冠特别高；齿冠基部唇舌径远大于近中远中径；中、外侧门齿宽度相等；切缘薄；中门齿切缘呈水平，与近中、远中面相交成直角；而外侧门齿切缘的远中段斜下；远中角为钝角，近中角仍为直角；门齿舌面都有明显的缘嵴。

犬齿齿冠高而尖锐，呈角锥形；尖顶大大高出颊齿齿列平面；齿冠基部横断面基本为卵圆形；前后径大于唇舌径；前缘嵴较后缘嵴锐利；后缘嵴分唇、舌两缘，唇侧后缘嵴与舌侧后缘嵴之间夹有深的纵沟；齿冠唇面在前、后缘嵴之旁各有一条浅的纵沟；舌面布满上下行的皱纹；近中舌面基部有较明显的齿带，唇面基部有较弱的齿带痕迹；齿根稍稍倾斜地置于齿槽。

P_3 呈扇形，单尖，齿尖高而尖锐。一条锐利的主嵴从尖顶向后内角基部斜行，止于舌面齿带，并将舌面分隔成两个斜坡，近中舌侧斜坡较平，其上有几条纵行的皱纹；远中舌侧斜坡凹陷，相当于跟座凹，其中有许多细密的皱纹。近中缘嵴和远中缘嵴也较锐利，整个齿冠形如一个三稜锥体。这些特征很象更新世化石猩猩的同类牙齿。主嵴中部有一稍微膨胀的小尖点。近中舌侧齿带很发达，向前转折为颊面前齿带，向后与后缘连接。颊面基部有水平生长线。

P_4 的齿冠轮廓呈梨形，后内角强烈突出。颊侧的下原尖和舌侧的下后尖相对发出一条横嵴，合于纵沟；其前为小而横的前凹，其后为大而深的跟座凹，两凹中都有细密的皱纹。近中缘嵴的中央被纵沟切刻；后内角处的缘嵴被纵沟延续的斜沟切刻，成为一个小缺口。

下臼齿都有五个主尖，排列成典型的森林古猿型（*Dryopithecus* pattern），即 Y-5 型。咬合面有复杂的皱纹。M_2 比 M_1 大的多。M_1 的下内尖稍微向舌侧突出；分隔下后尖与下次小尖的纵沟通过后凹，并切断远中缘嵴，这在 M_2 中是不存在的；在颊面上，下原尖和下次尖之间各有一条下斜的齿带，汇合于两尖的间沟，并在此出现一个小坑。M_2 也有颊面齿带，但远不如 M_1 的明显。下臼齿在下后尖尖顶稍后的舌缘上有一个明显的缺刻（这在零星的下臼齿中也是普遍存在的，只是缺刻的深浅不同而已）。这个下颌骨的两个 M_2 的

远中面都没有邻接面的痕迹，因此可以推断它的第三臼齿尚未萌出。

比较与讨论 从上面的形态描述来看，禄丰 PA. 548 下颌骨在形态和尺寸上显然与禄丰腊玛古猿 PA. 580 下颌骨很不相同。突出地表现在齿弓的形式，门齿、犬齿和 P_3 的形态特征，M_1 与 M_2 的大小比例，和下颌骨的特征上。这种差异在巴基斯坦、印度和土耳其等国发现的材料中同样显示出来。

禄丰 PA. 548 下颌骨无论在形态和尺寸上都与印度西瓦古猿（*Sivapithecus indicus*）最为接近，与西瓦西瓦古猿（*Sivapithecus sivalensis*）略近，而与其他的森林古猿类相差较远。所以，本文着重于与西瓦古猿属的材料相比较和讨论。

印度的西瓦古猿标本发现年代较早，最初在订名上很混乱，后来逐渐归并为两个种：印度西瓦古猿和西瓦西瓦古猿。

以印度西瓦古猿的一块典型下颌骨（Y. P. M. 13828）来比较，它在颌骨的粗壮度，颊齿的形态和大小都与禄丰 PA. 548 下颌骨很相似。它们的臼齿都为丘齿型尖（bunodont cusp）；M_2 明显地比 M_1 宽大；M_2 的后凹比较大，没有前后向的纵沟通过；齿冠的釉质较厚。这些都是两者相似的特征。但是 Y. P. M. 13828 标本 P_4 的跟座并不向后内角突出，臼齿的颊面齿带不明显，下后尖的后舌缘上没有缺刻的痕迹，下颌支前缘基部与相对位置的臼齿颊面之间的距离较宽，这些特征都与禄丰 PA. 548 下颌骨不相同。关于颊齿的咬合面皱纹，在印度的这块下颌骨中，即使在磨损不太厉害的 M_2 和 M_3 上，皱纹也都消失，从其他的印度西瓦古猿牙齿标本上，也可以看出皱纹是比较少和粗钝的。但在禄丰 PA. 548 下颌骨上，颊齿的咬合面皱纹是相当复杂的，很相似华南更新世早、中期的化石猩猩。此外，禄丰 PA. 548 下颌骨具有宽而平展的二腹肌窝，而为其他西瓦古猿属的下颌骨标本所不如。在印度西瓦古猿的单个 P_3 中，有时也象禄丰 PA. 548 下颌骨的 P_3 那样，在主嵴的中部有一个稍微膨胀的小尖点，但未形成为小尖。这种特征在西瓦西瓦古猿标本中也存在，格雷戈里和赫尔曼（Gregory, W. K. & Hellman, M. 1926）认为这种膨胀的小尖点是下后尖的"始基"。这种现象在现代大型猿类中也偶有出现。但是这种特征在形式上显然不同于禄丰腊玛古猿 P_3 的双尖型。

从印度发现的 A. M. 19411 下颌骨前部和 A. M. 19412 左下颌骨，最初分别被订名为：皮尔格利姆森林古猿（*Dryopithecus pilgrimi*）和科特莱森林古猿（*Dryopithecus cautleui*）。后来被看作为西瓦西瓦古猿的典型下颌骨标本，并被当作复原西瓦西瓦古猿下颌骨的基础。这两块标本显然在尺寸上比禄丰 PA. 548 下颌骨小的多，在形态上区别也较大一些。例如，根据格雷戈里和赫尔曼的描述，A. M. 19411 的二腹肌窝为分置于二腹肌棘突两侧的两个指状压迹的小窝；下颌联合部的下缘很窄，而且缺乏向后延伸的"猿板"。这些情形显然与禄丰 PA. 548 下颌骨很不一样。从 A. M. 19412 下颌骨的牙齿形态来看，下犬齿到 M_3 的排列是直立的，而且下犬齿的位置还稍微向外突出；下犬齿齿冠基部的横断面形状接近圆形；P_3 没有颊面前齿带，远中舌面(相当于跟座凹)狭窄，P_4 的齿冠轮廓呈斜方形；下臼齿的颊面齿带不显著，下后尖的舌缘没有缺刻，咬合面皱纹相对较少。这些都是不同于禄丰 PA. 548 标本的，并且显得比较原始。从它们的地层时代来看也是如此，这两块下颌骨是在晚中新世地层中发现的，而禄丰 PA. 548 和印度 Y. P. M. 13828 下颌骨都是在早上新世地层中发现的，后者在形态上更接近于更新世的化石猩猩

和现代猩猩，正反映出它们的发展趋势。格雷戈里，赫尔曼和刘易斯（1938）在总结印度晚中新世到早上新世的化石猿类时曾经说过："从全部发现物来看，浮现出一个从西瓦西瓦古猿到印度西瓦古猿的形态学次序的概念。……现代猩猩可能是这个系列的一个分枝。"

1957 年在我国开远小龙潭煤矿发现的另外五颗下牙（PA. 82:1—5）是同一个体的 P_3—M_3 右侧齿列。这些牙齿在大小和形态上都较接近于西瓦西瓦古猿的 A. M. 19412 下颌骨。不过，开远标本的牙齿稍大一点，P_3 具有强的颊面前齿带，M_3 有小的下后附尖和第六齿尖，这后两特征不同于印度标本，而接近于禄丰标本，这里可能暗示着开远标本与禄丰标本的亲缘关系。

近几年来，从巴基斯坦发现的西瓦古猿化石，皮尔比姆、迈耶和巴杰利等（Pilbeam, D., Meyer, G. E. & Badgley, C., etc 1977）把它们归属为西瓦西瓦古猿和印度西瓦古猿。就前一个种来说，皮尔比姆等在初步报告中未作形态描述。对于后一个种，他们举了一些主要特征，其中，如齿列是亚平行的，犬齿突出，P_3 紧靠犬齿，齿冠咬合面的轴质厚，下颌联合部长，带有显著的下横圆枕，这些特征与禄丰 PA. 548 下颌骨相类似。但另外一些特征，如犬齿后的齿列在颊侧是显著地凹的，具有上横圆枕，这些与禄丰标本不同。皮尔比姆等在报告中提出西瓦古猿亚科（Sivapithecinae）和腊玛古猿亚科（Ramapithecinae）等概念，并认为西瓦古猿亚科具有南方古猿和早期人类的牙齿特征，因此把它与腊玛古猿亚科相并立，而构成腊玛古猿科（Ramapithecidae）。但是，从禄丰 PA. 548 下颌骨的形态来看，根本不具备南方古猿和早期人类的特征，却非常接近于华南更新世早、中期的化石猩猩牙齿。因此，我们认为西瓦古猿属的情况可能是很复杂的，这个属到了上新世早期，也许已经分化为几个不同的类型。其中，以禄丰 PA. 548 下颌骨为代表的一个种，可以看作是向猩猩方向发展的一个类型。

前面已经提到过的从土耳其帕萨拉发现的达尔文西瓦古猿牙齿化石，根据安德鲁斯的描述，它们在颊齿的形态上很相似于同地点的腊玛古猿；而另外一些特征，如 P_4 的三角座收缩，具有颊侧齿带，下臼齿也有显著的颊侧齿带，以及下臼齿的一般比例都很象原康修尔猿。因此，帕萨拉的标本与禄丰的材料相比要原始一些，同样在地质时代上也比较早。

从匈牙利早上新世地层中发现的包德瓦古猿（*Bodvapithecus altipalatus*, Kretzoi, M. 1975）现在也被认为是西瓦古猿类型。以 Rud-14 右下颌骨的牙齿特征来看，前臼齿具有显著的颊面后齿带，臼齿也有明显的颊侧齿带，咬合面的嵴纹较粗，这些特征显然与禄丰标本不同。

欧洲的森林古猿化石，以法国的方顿森林古猿（*Dryopithecus fontani*）下颌骨为例，它的下颌门齿排列稀疏，齿冠低；犬齿与 P_3 的间隙较大；颊齿具有较发达的齿带；臼齿的两侧齿尖间隔较宽，这些特征与禄丰 PA. 548 下颌骨断然不同，而且也与其他的西瓦古猿标本明显区别。可见，禄丰标本与森林古猿相差较远。

最后应该提到从希腊马其顿发现的晚中新世的马其顿乌朗诺古猿（*Ouranopithecus macedoniensis*, Bonis, L. de, & Melentis, J. 1977）下颌骨化石。这一类型据已发表的材料有四个比较完整的下颌骨和其他一些下颌骨破片等，这四个下颌骨的形态特征是下颌

骨强大;牙齿粗壮,尺寸超过西瓦古猿属的标本;具有显著的猿板;齿弓呈拱形,但雄性的齿弓角较小,甚至接近U字形(如 RPl 75);牙齿排列稀疏,尤其是下犬齿与其前后牙齿之间有较宽的间隙;犬齿的两性差异较大,雄性的下犬齿很突出;P_3 为单尖型,有显著的近中舌侧齿带,并与后缘相连续,在雌性标本(RPl 54)上,主嵴发达而横行,形成横宽的跟座凹,但未形成象禄丰腊玛古猿那样的双尖型;下臼齿有明显的颊侧齿带;M_3 也有下后附尖和第六齿尖,甚至更复杂的形式;在臼齿的大小比例上,M_3 是最大的。这些基本形态特征,虽然在某些方面可以与西瓦古猿和腊玛古猿相比,但是总的来说,它似乎是更象巨猿(*Gigantopithecus*)的,正如博尼斯和梅伦蒂斯(Bonis, L. de & Melentis, J. 1977)所指出的:这是接近西瓦古猿,包德瓦古猿和腊玛古猿的一个种,而且也是很接近巨猿祖先的一个种。

根据上述比较,我们可以得出几点结论:

1. 禄丰 PA. 548 下颌骨在大小和形态上与亚洲的西瓦古猿属比较接近,而与欧洲的森林古猿属差别较大;在西瓦古猿属中,禄丰标本又以前面所提出的“种的特征”区别于其他种,因此,我们把它订为云南西瓦古猿,新种(*Sivapithecus yunnanensis* sp. nov.)。

2. 云南西瓦古猿在形态上比其他已知的新第三纪化石猿类更接近于更新世的化石猩猩,因此,它可能是广泛分布于华南地区和东南亚地区的化石猩猩以及现代猩猩的祖先。

3. 从欧亚各地的发现情况来看,西瓦古猿在旧大陆几乎都是与腊玛古猿共存的(除非洲以外)。它的早期类型,如土耳其的中中新世早期标本,在形态上带有原康修尔猿和腊玛古猿的某些性质,这很可能暗示着西瓦古猿和腊玛古猿共同起源于原康修尔猿;在上新世早、中期的种类中,巴基斯坦的材料被认为具有南方古猿的某些特征,而禄丰的标本却接近于化石猩猩,反映出这一时期的西瓦古猿的分化和发展趋势。

(1978 年 7 月 28 日收稿)

参 考 文 献

吴汝康,1957:云南开远发现的森林古猿牙齿化石。古脊椎动物学报,**1** (1),25—32。

吴汝康,1958:云南开远森林古猿的新材料。古脊椎动物学报,**2** (1),38—43。

徐庆华、陆庆五、潘悦容、祁国琴、张兴永、郑良,1978:禄丰腊玛古猿下颌骨化石。科学通报,**23** (9),554—556。

Andrews, P., 1971: *Ramapithecus wickeri* mandible from Fort Ternan, Kenya, *Nature*, **231**, 192—194.

Andrews, P. & Tekkaya, I., 1976: *Ramapithecus* in Kenya and Turkey. *IXe Congr. Union Int. Sc. Préhist. Protohist.*, coll. VI, 7—25.

Anderws, P. & Tobien, H., 1977: New Miocene locality in Turkey with evidence on the origin of *Ramapithecus* and *Sivapithecus*. *Nature*, **268**,. 699—701.

Bonis, L. de & Melentis, J., 1976: Les Dryopithécinés de Macédoine (Grèce): leur place dans l'évolution des Primates hominoides du Miocène. *IXe Congr. Union Int. Sc. Préhist. Protohist.*, coll. VI, 26—38.

Bonis, L. de & Melentis, J., 1977: Les Primates hominoides du Vallésien de Macédoine (Grèce). Étude de la Machoire inférieure. *Géobios*, No. 10, fasc. 6, 849—885.

Gregory, W. K., 1922: The origin and evolution of the human dentition. *Baltimore, Williams and Wilkins.*

Gregory, W. K. & Hellman, M., 1926: The dentition of *Dryopithecus* and the origin of man. *Anthrop. Pap. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **28**, 1—123.

Gregory, W. K., Hellman, M. & Lewis, G. E., 1938: Fossil Anthropoids of the Yale-Cambridge India Expedition of 1935. *Carnegie Inst. Washington*, 1—27.

Kretzoi, M., 1975: New ramapithecines and *Pliopithecus* from the Lower Pliocene of Rudabánya in

north-eastern Hungary. *Nature*, **257**. 578—581.

Koenigswald, G. H. R. von, 1972: Ein Unterkiefer eines fossilen Hominoiden aus Unterpliozän Griechlands. Proc. kkl. *Akad. Nederl. Akad. Wetens.*, Amsterdam, 75(5), 385—394.

Leakey, L. S. B., 1962: A new Lower Pliocene fossil primate from Kenya. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **4**, 689—696.

Leakey, L. S. B., 1967: An Early Miocene member of Hominidae. *Nature*, **213**, 155—163.

Leakey, L. S. B., 1968: Upper Miocene primates from Kenya. *Nature*, **218**, 527—528.

Le Gros Clark, W. E. & Leakey, L. S. B., 1951: The Miocene Hominoidea of East Africa. *Fossil Mammals of Africa, Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*), **1**, 1—117, 28 fig., 9 pl.

Lewis, G. E., 1934: Preliminary notice of new man-like apes from India. *Amer. J. Sci.*, **27**, 161—179.

Lewis, G. E., 1937: Taxonomic syllabus of Siwalik fossil anthropoids. *Amer. J. Sci.*, **34**, 139—147.

Pilbeam, D., 1966: Notes on *Ramapithecus*, the Earliest Known Hominid, and *Dryopitheous*. *Ame. J. Phy. Anthr.*, **25**(1), 1—6.

Pilbeam, D., 1969: Newly recognized mandible of *Ramapithecus*. *Nature*, **222**, 1093—1094.

Pilbeam, D. R., 1969: Tertiary Pongidae of East Africa: evolutionary relationships and taxonomy. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, **31**, 1—185, 31 fig., 50 tab.

Pilbeam, D., 1976: Neogene Hominoids of south Asia and the origins of Hominidae. *IX[e] Congr. Union Int. Sc. Préhist. Protohist.*, coll. VI, 39—59.

Pilbeam, D., et al., 1977: New hominoid primates from the Siwaliks of Pakistan and their bearing on hominoid evolution. *Nature*, **270**, 689—695.

Pilbeam, D., et al., 1977: Geology and palaeontology of Neogene strata of Pakistan. *Nature*, **270**, 684—689.

Pilgrim, G. E., 1915: New Siwalik primates and their bearing on the Question of the evolution of man and the Anthropoidea. *Rec. Geol. Surv. India*, **45**, 1—74.

Simons, E. L., 1964: On the mandible of *Ramapithecus*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* U. S. A., **51**, 528—535.

Simons, E. L. & Pilbeam, D. R., 1965: Preliminary Revision of the Dryopithecinae. *Folia Primat.*, **3**, 81—152.

Simons, E. L., 1968: A source for dental comparison of *Ramapithecus* with *Australopithecus* and *Homo*. *S. Afric. J. Sci.*, **64**, 92—112.

Simons, E. L., 1976: Relationships between *Dryopithecus*, *Sivapithecus* and *Ramapithecus* and their bearing on Hominid origin. *IX[e] Congr. Union Int. Sc. Préhist. Protohist.*, coll. VI, 60—67.

Simons, E. L., 1977: *Ramapithecus*. *Scient. Amer.*, **236**(5), 28—35.

Tekkaya, L., 1974: A new species of Tortonian anthropoid (Primates, Mammalia). *Bull. Min. Res. Expl. Inst. Turkey*, **83**, 148—165.

Walker, A. & Andrews, P., 1973: Reconstruction of the dental arcades of *Ramapithecus wickeri*, *Nature*, **244**, 313—314.

THE MANDIBLES OF *RAMAPITHECUS* AND SIVAPITHECUS FROM LUFENG, YUNNAN

Xu Qing-hua Lu Qing-wu

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica*)

Summary

Two relatively complete mandibles and over a hundred isolated teeth of new hominoid primates were discovered from Lufeng, Yunnan Province, by a team of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica, and the Yunnan Provincial Museum in 1975 and 1976. One of them was described in "Kexue Tongbao" (Vol. 23, No. 9) as a new species of Hominidae—*Ramapithecus lufengensis*. The other one is considered here to be a new species of *Sivapithecus*.

The fossil locality-Shihuiba Colliery (IVPP. 75033, 102°4' E, 25°3' N) is situated on the south slope of Mioshanpo hill which is 9 km to the north of Lufeng, about 60 km north-west of Kunming. A rich associated vertebrate fauna was found also in the lignite deposits of the site at the same time. Preliminary analyses of the fauna may date the stratum to late Early Pliocene or early Middle Pliocene.

Ramapithecus lufengensis

The type specimen of the species is a relatively complete mandible with all teeth except two central incisors (PA. 580, Pl. II and Fig. 1). It is comparable to other species of *Ramapithecus* in size and morphology, but is different from other known forms of the same genus in the following specific characters:

The dental arcade of the mandible is regularly arcuate. The incisors reduced in relation to cheek-tooth size when compared with *Dryopithecus* and *Sivapithecus* but not as markedly as in other species of *Ramapithecus*. The canines are also small, with a little stylid on the distal base of the crown. The P_3s are distinctly bicusped, and the contours of their crowns present trigon. They have prominent mesiobuccal cingulum and lingual cingulum which is not continued with distal border of the crown. The P_4s show a molarized tendency, that is, the posterior border of the talonid tends to divide into three small cusps. The crowns of the molars are relatively wide, and the wrinkles of the occlusal surface are slightly complicated. The M_3s also have the Metastylid and the Sixth cusp as in other species of *Ramapithecus*, but neither buccal cingulum nor small pit is developed.

In respect to the material known at present, *Ramapithecus lufengensis* is morphologically more nearly related to early forms of the *Homo* than other species of the same genus, so that it is quite possible to be a direct ancestor of the early *Homo* and to be a transitional type from ape to man.

The mandibular specimens of *Ramapithecus* of middle and late Miocene are generally similar to those of *Proconsul* in some primitive characters. This raises the possibility that *Ramapithecus* was derived from early Miocene *Proconsul*. While the

early and middle Pliocene forms of *Ramapithecus* show morphologically the tendencies of differentiation. These indicate that they probably developed in the different directions.

The discovery of *Ramapithecus lufengensis* specimens indicates that south-western China was one of the importent regions of the human origin.

Sivapithecus yunnanensis sp. nov.

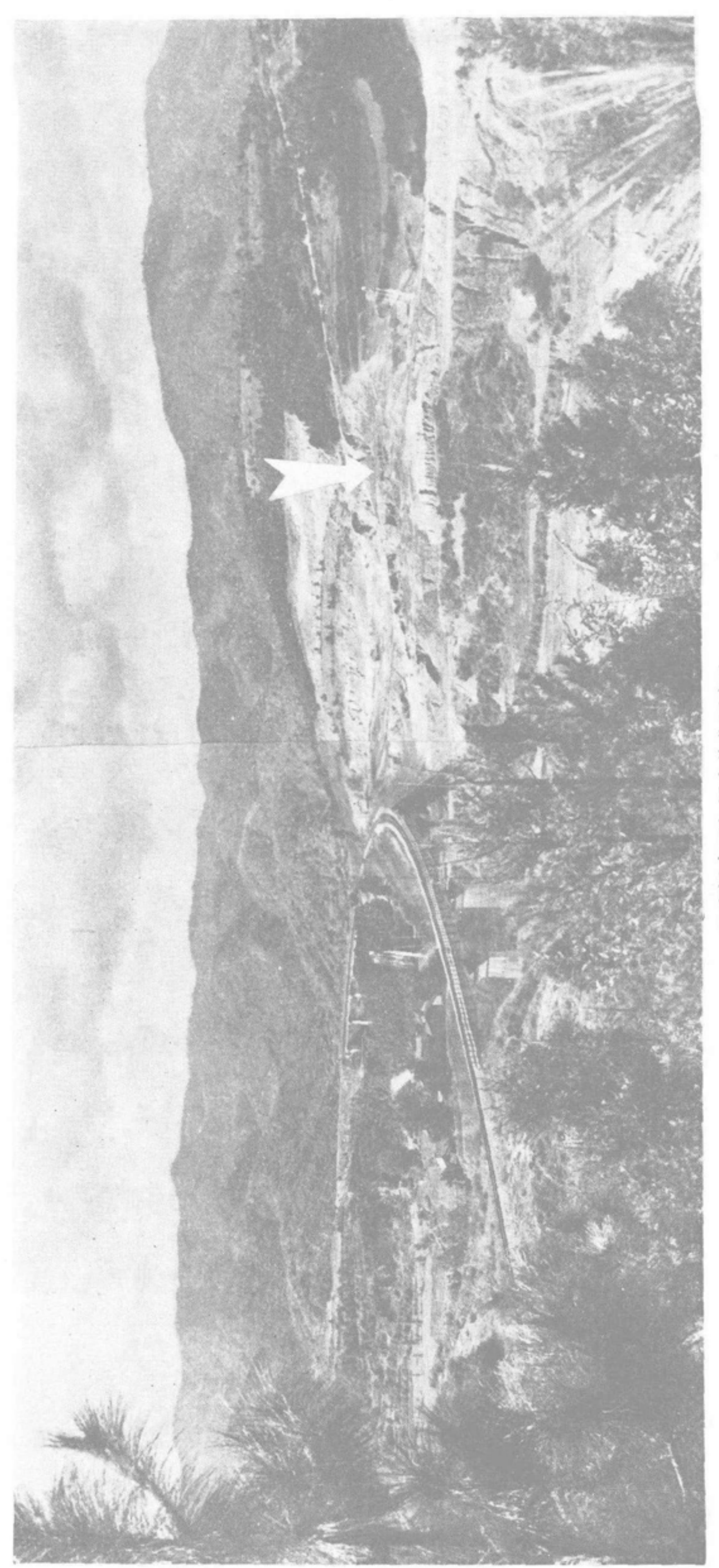
The new species is represented by a rather complete mandible, with all incisors, canines, premolars and left M_1-M_2 *in situ,* and right M_1-M_2 separated from the mandible (PA. 548, Pl. III).

The specific characters are the following: The mandibular symphysis is deep and the corpora gradually become lower from anterior to posterior. Spina digastrica is clearly shown on the lower margin of symphyseal portion, there are even flatter and broad fossa digastrica. There is a posteriorly directed and massively developed simian shelf. The crowns of incisors are particularly high. The canines are very high and sharp, showing a horn-tapered shape. There is a very deep notch along lingual edge on the tip of metaconid of the lower molar somewhat posteriorly. The wrinkle on the occlusal surface of the cheek-tooth is complicated.

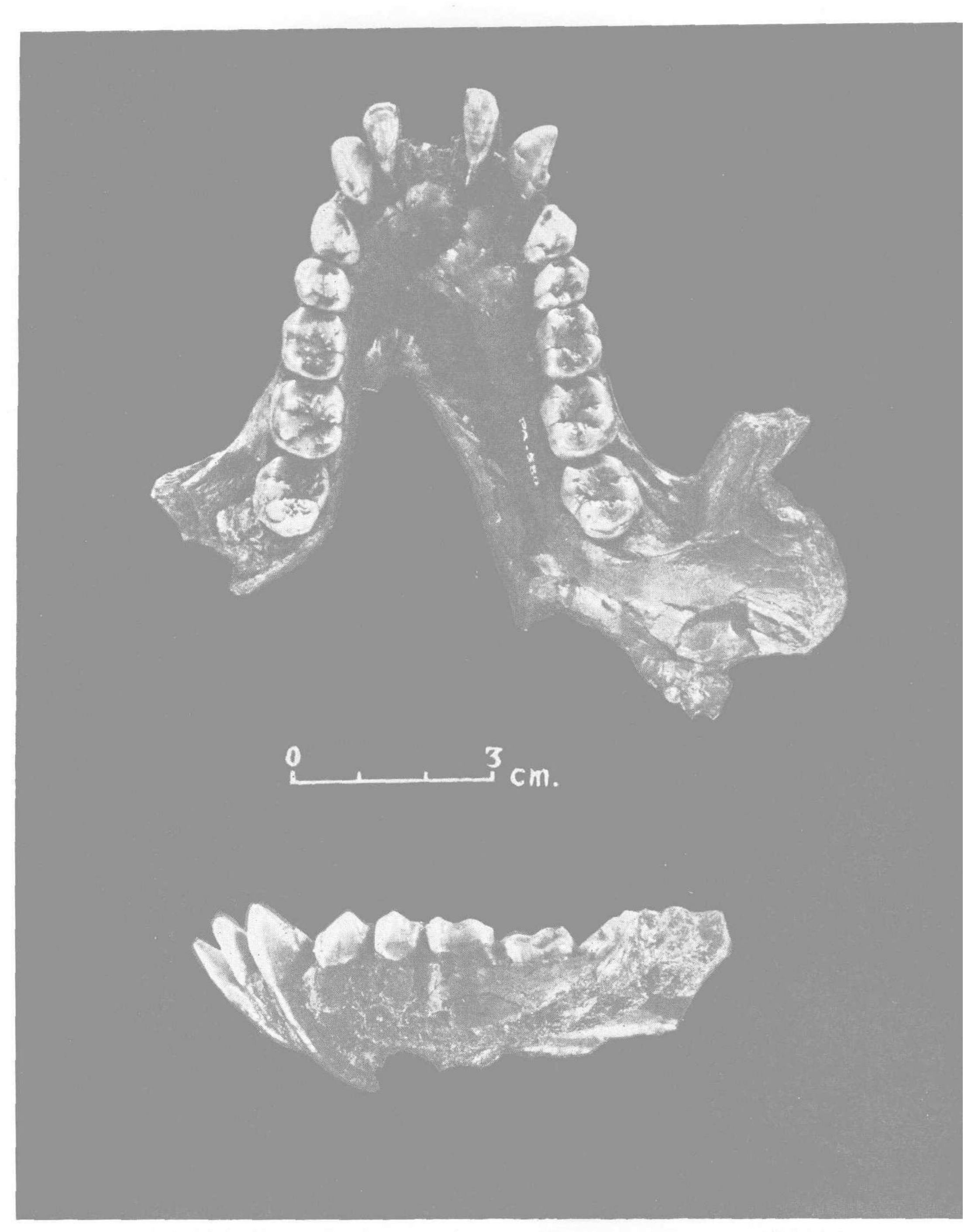
The mandible PA. 548 closely resembles to those of *Sivapithecus* of Asia in size and morphology, but differs greatly from those of *Dryopithecus* of Europe. Among the *Sivapithecus,* Lufeng specimen differs from any other species as mentioned above in the specific characters. So it is designated as *Sivapithecus yunnanensis* sp. nov.

The new species is morphologically more closely related to fossil orang-utan of Pleistocene than any other known fossil pongids of Neogene. So that it is possible that *Sivapithecus yunnanensis* is an ancestor of both fossil and living orang-utan. The fossil orang-utan distributed throughout south China and South-east Asia in Pleistocene.

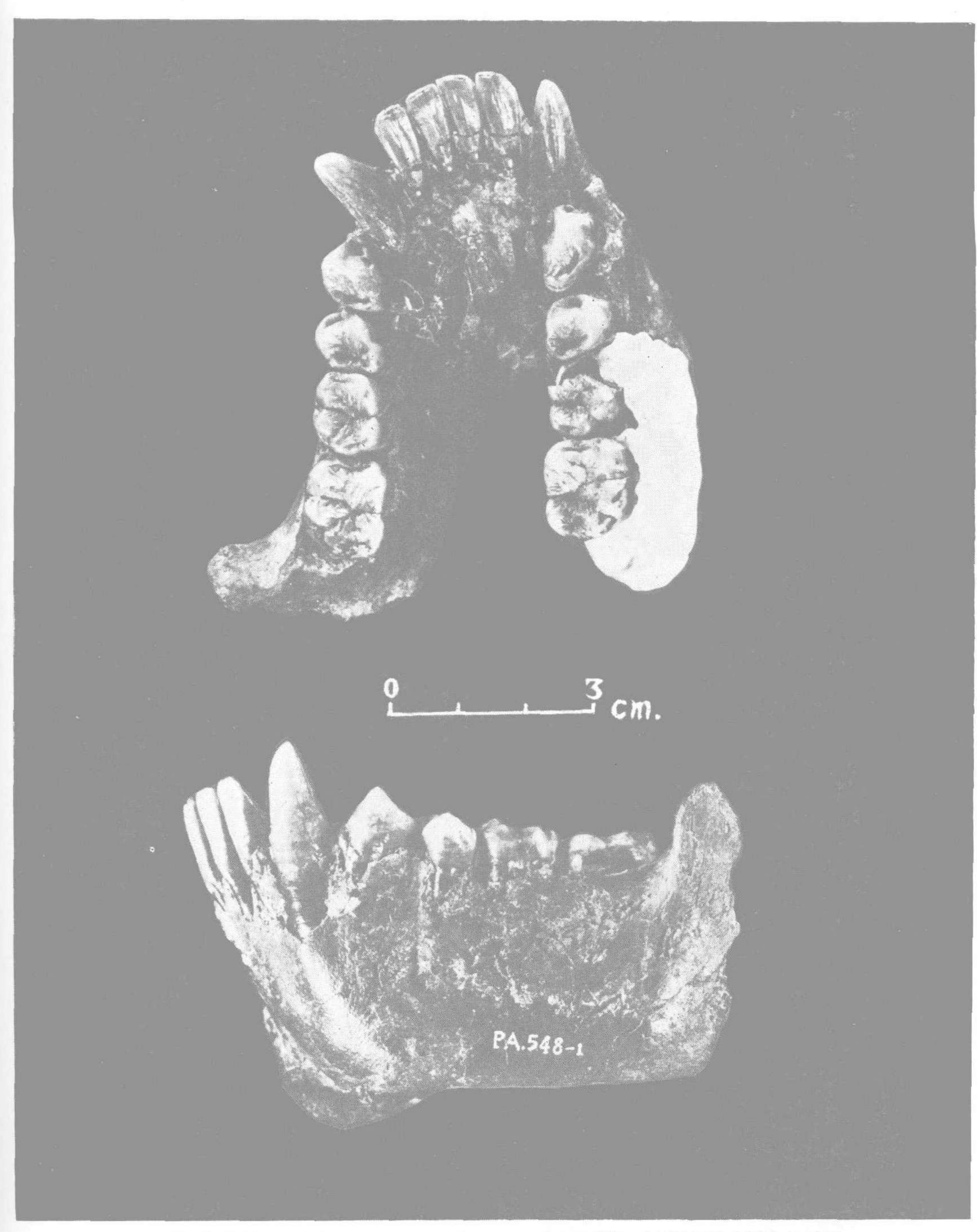
Judging from their discoveries over the Eurasia, the *Sivapithecus* coexisted with the *Ramapithecus* in the Old World except Africa. The early form, e. g., the Turkish specimen of the early Middle Miocene, morphologically bears certain characters of *Proconsul* and *Ramapithecus.* This may indicates that both *Sivapithecus* and *Ramapithecus* originated from *Proconsul.* Among the specimens of *Sivapithecus* of early and middle Pliocene, the *Sivapithecus indicus* of Pakistan possesses certain characters of *Australopithecus,* while *Sivapithecus yunnanensis* is closer to fossil orang-utan. This reflectes the tendency of differentiation and development of *Sivapithecus* during that period.



云南禄丰石灰坝古猿化石产地



禄丰腊玛古猿（*Ramapithecus lufengensis* Xu et al.）PA.580 下颌骨的咬合面和左侧面。



云南西瓦古猿 (*Sivapithecus yunnanensis* sp. nov.) PA.548 下颌骨的咬合面和左侧面。